

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Biologie



Martin Vohralík

Diskriminace a generalizace kořisti u ještěřů (Squamata: Sauria)

Discrimination and generalization of prey in lizards (Squamata: Sauria)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martina Gregorovičová

Praha 2014

Poděkování: Zvláště bych tímto chtěl poděkovat své školitelce Martině Gregorovičové za její vstřícnost a trpělivost při vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat všem, kteří mě podporovali při psaní této práce a při studiu zvláště mojí matce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 11.5.2014

Podpis:

Obsah

Abstrakt:	4
Klíčová slova: diskriminace, generalizace, učení, Squamata.....	4
Abstract:	4
Key words: discrimination, generalisation, learning, Squamata	4
1. Úvod	5
2. Principy učení u ještěřů	5
2.1 Asociační učení.....	5
2.2 Diskriminační učení.....	6
2.3 Habituační.....	6
2.4 Učení formou pokus-omyl.....	7
2.5 Imprinting	7
2.6 Observační učení	8
3. Prostorová paměť	8
4. Rozsah učení a prostorové paměti u skupiny Squamata.....	9
5. Dominantní způsoby diskriminace jedlé a nejedlé kořisti u jednotlivých skupin ještěřů	11
5.1 Zrak.....	11
5.2 Chemorecepce	12
5.2.1 Čich.....	13
5.2.2 Jacobsonův orgán	13
5.2.3 Jazyk	14
5.2.4 Chut'	15
5.3 Vrozená diskriminace	16
6. Přehled ještěřů u kterých bylo zkoumáno jakým způsobem se učí rozlišovat jedlou a nejedlou kořist	16
6.1 Iguania a Gekkota.....	16
6.1.1 Zrak ve skupinách Iguania a Gekkota	16
6.1.2 Chemorecepce ve skupinách Iguania a Gekkota	16
6.2. Amphisbaenia a Dibamidae	18
6.2.1 Chemorecepce ve skupinách Amphisbaenia a Dibamidae	18
6.3. Serpentes.....	19
6.3.1. Zrak u skupiny Serpentes	19
6.3.2. Chemorecepce u skupiny Serpentes	19
6.4. Autarchoglossa.....	21
6.4.1 Zrak ve skupině Autarchoglossa.....	21
6.4.2 Chemorecepce ve skupině Autarchoglossa.....	21
7. Generalizace kořisti	22
8. Závěr	23
9. Použitá literatura (sekundární citace jsou označeny hvězdičkou)	24

Abstrakt:

Schopnost vyhledávat a rozlišovat požitelnou kořist je velice podstatná pro přežívání organismů. V této práci se zabýváme způsoby rozlišování takové kořisti jednotlivými skupinami šupinatých ještěřů (Squamata) a způsobem jakým se této diskriminaci učí. Squamata jsou známa především svojí schopností vnímat chemické podněty z prostředí pomocí Jacobsonova orgánu, který je u této skupiny zcela oddělen od nosní dutiny. Vedoucím smyslem však může v této skupině být také zrak nebo jiná forma chemorecepce. Dominantní podíl některého z těchto smyslů může být odvozen od morfologie jazyku a obsazením chuťovými buňkami nebo ekologickou strategií užívanou druhem při získávání kořisti. Když se predátor naučí rozlišovat daný podnět, může generalizovat podobné podněty.

Klíčová slova: *diskriminace, generalizace, učení, Squamata*

Abstract:

The ability to find and recognize palatable prey is fundamental for survival of any organism. Here we are discussing different ways of recognition of such a prey in order Squamata and the ways they learn this discrimination. Lizards are well known for their ability to analyse chemical cues brought from their tongue to the Jacobson's organ, which is completely separate from the nasal cavity in Squamata. However, the leading sense used for discrimination in Squamata can also be vision or other forms of chemoreception. Dominance of one sense can be assessed from morphology of tongue and abundance of taste buds or ecological strategy used for hunting a prey. Once the predator learns which cue to discriminate, it can generalise similar cues.

Key words: *discrimination, generalisation, learning, Squamata*

1. Úvod

Proces rozlišování požitelné kořisti od kořisti nepoživatelné je klíčový pro fitness každého druhu (Clark et al. 2013). Této schopnosti může být získáno procesy učení v průběhu života nebo vrozenými preferencemi (Reznick et al. 1981). Učení hraje klíčovou roli v získané diskriminaci kořisti. Velkou roli v takovém případě hraje nejen vnitřní nastavení a preference pro daný druh kořisti, ale také způsob diskriminace této kořisti, charakteristická pro daný druh (Burghardt 1970). V této práci se řídíme starým dnes zpochybněným fylogenetickým systémem (Estes et al. 1988), protože tento systém spoléhá na data anatomie a morfologie jednotlivých skupin, která se ukazují velmi významná vůči schopnostem diskriminace (Schwenk 1993b) a jsou často v opozici s molekulárními vztahy (Losos et al. 2012).

Úkolem této práce je shrnout dosavadní poznatky o schopnosti diskriminace kořisti u jednotlivých druhů. Prostudováním literatury jsem se zaměřil především na:

- a) Definování jednotlivých druhů učení u šupinatých plazů
- b) Porovnání schopnosti učení u jednotlivých druhů ještěřů
- c) Popis způsobu ovlivňování schopnosti diskriminace kořisti jednotlivými podněty a jejich význam
- d) Způsob rozlišování kořisti na jedlou a nejedlou a případnou generalizaci těchto signálů

2. Principy učení u ještěřů

Učení je jeden z nejdůležitějších procesů, které ovlivňují život každého zvířete (Clark et al. 2013).

2.1 Asociační učení

Asociací chápeme jako spojování si určitého podnětu s nějakým pro zvíře důležitým významem, kupříkladu lokalizací potravy, úkrytu nebo jiného zvířete (Cooper et al. 2001a; Clark 2004; Clark et al. 2013). Asociace může být založená na dvou typech výsledku. Prvním výsledkem je pozitivní stimul, kterým je zvíře odměněno, například potravou, což může vyústit v aktivní vyhledávání daného podnětu (Clark et al. 2013). Tohoto procesu může být kupříkladu využito při výcviku, zvíře si spojuje povel cvičitele s určitou motorickou činností, čehož je dosahováno posilováním této asociace s pomocí potravy jako odměny za správně provedenou motorickou

činnost (Gaalema 2011; Leal et al. 2012). Asociovat si zvíře může i negativní podnět, kupříkladu fyzickou bolest způsobenou například elektrickým šokem (Benes 1969), ale může se také jednat například o způsobené nechutenství (Gamberale-Stille et al. 2004). Tímto způsobem se zvíře naopak učí vyhýbat se určitým podnětům, aby se vyhnulo následkům jako zranění nebo nevolnost (Benes 1969; Price-Rees et al. 2011).

Dalším takovým příkladem je spojování si prostorových bodů s umístěním úkrytu, což vede k prostorové orientaci (Day et al. 1999; Ladage et al. 2012).

Klasické podmiňování je stejně jako instrumentální podmiňování součástí asociačního učení kdy jedinec si asociuje daný podnět s určitou činností a opakováním daného úkonu si posiluje spojení mezi stimulem a výsledkem (Suboski 1992; Griffin et al. 2005). Opačným procesem je vyhasínání, ke kterému dochází při dlouhodobé absenci podnětu. Zvíře jinými slovy zapomíná na spojení mezi stimulem a úkonem (Suboski 1992).

Instrumentální podmiňování je způsob učení který se projevuje například při manipulaci s nějakým objektem (Manrod et al. 2008). Při tomto procesu může být využito i učení vhladem. Zvíře se nejprve učí a při opakování dané situace jedná ze zkušenosti (Leal et al. 2012). Signálem, že je zvíře schopno tomuto způsobu učení je kratší doba při opakování dané činnosti (Suboski 1992). Příkladem může být pokus na odchytu hadů druhu *Natrix natrix* a jejich tendence k útekové reakci založené na zkušenosti, pokud byly již někdy dříve odchyceny experimentátorem (Gregory 2013). Tento proces se podílí například i při vyhledávání úkrytu u některých druhů, respektive při obrané reakci na útok (Paulissen 2008).

2.2 Diskriminační učení

Diskriminační učení je proces, kterým se zvíře učí různým reakcím na různé podněty. Příkladem může být různá reakce na různé barvy, kdy jedna barva znamená požitelnou kořist a jiná kořist nepožitelnou (Benes 1969). Rozlišování různých tvarů je využíváno například k rozeznávání jedinců různého původu (Boyden 1975; Van Dyk et al. 2007). Chemorecepce je u skupiny Squamata velice dobře vyvinutá a registrace chemických signálů přináší tedy možnost vnitrodruhové komunikace (Mason et al. 2010) například při značení teritoria (Carazo et al. 2008), diskriminaci kořisti (Price-Rees et al. 2011) a dokonce i rozeznávání příbuzných jedinců (Bull et al. 1999).

2.3 Habituační

Habituační je definována jako snižující se odpověď na daný podnět, která vychází z opakování vystavování tomuto podnětu a která se liší od senzorické adaptace na podnět nebo

senzorické či fyzické únavy(Thompson et al. 1966). Tradičně, habituace byla oddělována od senzorického přizpůsobení a motorické letargie procesem senzitivace (Rankin et al. 2010). Při opakovaných procesech habituace následujících procesem odvykání se snižuje doba potřebná pro opětovnou habituaci a dále se s ohledem na sílu podnětu se přímo úměrně prodlužuje doba učení (Thompson et al. 1966).

Habituace neboli přivykání si na podnět je kritická forma učení u zvířat, jíž se zvyšuje prahová hodnota reakce na daný podnět (Thompson et al. 1966). Jako příklad můžeme uvést fenomén „dear enemy“. Tento fenomén se vyskytuje u teritoriálních druhů a byl sledován i u ještěřů. Jeho podstata spočívá v habituaci na přítomnost sousedního teritoriálního samce oproti kterému není jedinec tolik agresivní (Van Dyk et al. 2007), agrese se pak projevuje pouze při narušení hranice teritoria. Když je však prezentován pach cizího jedince, tedy nikoliv sousedního samce, je vůči němu zahájen okamžitý a mnohem agresivnější přístup (Dussault et al. 1991; Carazo et al. 2008). Aby u experimentů nedocházelo k zvýšenému stresu kvůli přítomnosti lidského pachu, případně viditelné aktivity, jsou zvířata přivykána pomocí tohoto procesu na podnět experimentátora. Může toho být dosahováno přítomností experimentátora v místnosti nebo přítomností ruky ve zkušební komoře(Cooper 1992). Pokud zvířeti prezentujeme stimulus rukou (Cooper et al. 2001a; Cooper 2003) je tedy důležité aby bylo na ruku zvyklé a nereagovalo ze stresu nebo ze strachu (Cooper 1995, Cooper 1999).

2.4 Učení formou pokus-omyl

Tento způsob učení vychází z učení se ze zkušenosti a je tak jedním z hlavních způsobů učení u zvířat. Zvíře se jeho pomocí může učit řešení určitých problémů viz Instrumentální učení (Leal et al. 2012). Nebo také správnosti vybraného úkrytu při útoku predátora (Paulissen 2008).

2.5 Imprinting

Imprinting neboli vtiskávání je proces učení geneticky podmíněný a většinou probíhající krátce po narození v takzvané kritické periodě (Hess 1959). Imprinting může také sloužit k rozpoznávání ostatních příbuzných , čímž může být předcházeno k inbreedingu (Bull et al. 2001). Pokud je zvenčí zasaženo do jedincova okolí v kritické periodě imprinting se nemusí vyvinout (Saidapur et al. 2013) nebo může být přesměrován na neživý objekt nebo i na jedince cizího druhu (Hess 1959).

Potravní imprinting spočívá ve vyhledávání přirozené kořisti a odpovídá tedy vrozené diskriminaci vůči určitému druhu kořisti (Suboski 1992). Tato preference je nejspíše geneticky

podložena, protože bylo dokázáno, že i v případě prezentace kořisti nevhodné jsou subjekty více přitahovány ke kořisti přirozené, pokud jim je to umožněno (Saviola et al. 2012).

2.6 Observační učení

Teto druh učení je založen na učení se řešením pozorováním jiného jedince, který se potýká se stejným problémem. Dokonce se tento typ učení vyskytuje i u solitérně žijících druhů (Wilkinson et al. 2010). Tento jedinec nemusí ani náležet ke stejnému druhu, takto byla dokonce zaznamenána změna potravní preference u druhu *Sceloporus serrifer*, když adoptovaly herbivorii od druhu *Dipsosaurus dorsalis* kdy byl v nedostatku přirozená potrava. Jedinci tohoto druhu pokračovali v konzumaci salátu i po obnovení příjmu přirozené kořisti (Greenber 1976 podle Suboski 1992).

3. Prostorová paměť

Paměť obecně byla u skupiny Squamata podceňována (Ladage et al. 2012). Tyto závěry byly založeny na pokusech prováděných v nepřirozeném prostředí a nepřirozených stimulech (Burghardt 1970; Clark 2004) nebo pokusech dimenzovaných a používaných pro savce nebo ptáky, ale nevhodných pro plazy kvůli rozdílnému způsobu seznamování se s prostředím (Day et al. 1999). V experimentech bylo potvrzeno, že naproti dřívějším tvrzením ještěři nepotřebují mnoho pokusů pro naučení se jednoduchého úkolu jako rychlého vyhledání úkrytu při napadení (Ladage et al. 2012).

Dlouho přetrvával názor, že ještěři nejsou schopni si rychle navyknout na nové prostředí, a vyžadují přílišný trénink pro naučení těchto úkolů (Burghardt 1977). Hlavním aspektem se v některých experimentech projevila zkušenost daného jedince s prostředím, která dříve nebyla probírána (Paulissen 2008). Lokalizace možných úkrytů byla zajištěna prezencí jedince ve zkušební aréně před začátkem testu (Paulissen 2008). Tento postup nalézá opodstatnění v předpokladu, že zvíře žijící v určitém okruhu ho dobře zná, a proto i po případném odstranění úkrytu se může přesunout ihned do druhého (Paulissen 2008; Noble et al. 2012).

Byly opakovány také studie dimenzované pro savčí experimenty s použitím Barnesova bludiště (Ladage et al. 2012). Tyto experimenty dokázaly na druzích *Uta stansburiana* a *Eulamprus quoyi* naproti dřívějším tvrzením o nedostacích plazů, že některé druhy ještěřů jsou schopni naučit se dobře lokalizaci za pomoci prostorové paměti s využitím okolí k orientaci (Ladage et al. 2012; Noble et al. 2012).

4. Rozsah učení a prostorové paměti u skupiny Squamata

Pokusy zkoumající asociační učení byly prováděny často spolu s pokusy na flexibilitu tohoto učení (Leal et al. 2012). Tento proces spočívá ve změně významu určitého stimulu a sledování rychlosti s jakou je zvíře schopno na tuto změnu reagovat a naučit se podle ní chovat (Gaalema 2011).

Schopnost asociačního učení byla prokázána u druhu *Varanus rudicollis* u kterého bylo využito učení k rozeznání barvy a následně byli jedinci v této studii testováni na flexibilitu tohoto učení při převrácení významu podnětů (Gaalema 2011). Druh *Calotes versicolor* byl testován ve studii která se zaměřovala na asociaci určité barvy s nepoživatelností kořisti v této studii byla schopnost asociačního učení u tohoto druhu prokázána (Saidapur et al. 2010). Podobný experiment byl proveden na druhu *Cnemidophorus tigris*. Ve kterém byla barva spojována s bolestí působenou elektrickým šokem (Benes 1969). Velmi podobný experiment byl proveden na druzích *Acanthodactylus boskianus* a *Acanthodactylus scutellatus* s nahrazením elektrického šoku chemicky indukovaným nechutenstvím v těchto pokusech se druh *Acanthodactylus boskianus* projevil při otočení významu optického stimulu jako rychleji se přizpůsobivější této změně, nejspíš proto, že aktivní lovci jsou známi diskriminací kořisti na základě chemorecepce a nikoliv optických podnětů (Day et al. 1999). Predispozice k učení u různých jedinců mohou být ovlivňovány inkubační teplotou (Clark et al. 2013).

Studie založená na schopnosti chemorecepce byla implementována na druh *Tiligua scincoides*, který je ohrožen ve volné přírodě konzumací druhu *Rhinella marina*, dříve známého pod pojmem *Bufo marinus*. Konzumace tohoto druhu může zapříčinit úhyn velkých predátorů a proto byl tento nápad diskutován jako možnost vypořádání se s tímto invazním druhem. Bylo zjištěno, že pomocí asociačního učení lze navodit averzi vůči tomuto druhu kořisti (Price-Rees et al. 2011). Jiná studie prokázala pravý opak u vztahu druhu *Sceloporus undulatus* a druhu mravenců *Solenopsis invicta*, jehož konzumace může být smrtelná (Robbins et al. 2012). Studie chemorecepčních vlastností u teritoriálních druhů přecházejí k asociaci určitého chemického stimulu s cizím jedincem stejného (Carazo et al. 2008), případně jiného druhu (Dial et al. 1996). Na asociačním učení pomocí chemorecepce závisí také schopnost jedinců rozeznávat příbuzné jedince což bylo prokázáno u druhu *Egernia striolata* (Bull et al. 2001), detekce predátora prokázána u druhu *Coleonyx brevis* (Dial et al. 1996) a také u druhu *Coleonyx variegatus* (Dial et al. 1989) případně jiné formy vnitrodruhové komunikace vyskytující se u druhů *Egernia striolata* a *Egernia inornata* (Bull et al. 1999).

Pokusy zaměřené na diskriminační učení se zabíraly především diskriminací kořisti a učení se diskriminaci kořisti u naivních predátorů. Prvním takovým experimentem, který bych chtěl uvést byla terénní studie druhu *Ameiva ameiva*, která ukázala na schopnost spojování si určitých znaků nepoživatelných motýlů s nepoživatelností a schopnost učení se novým vzorům, které byly spojovány s jedlostí, případně nejedlostí (Boyden 1975). Diskriminační učení bylo ukázáno také ve výše zmíněných studiích, kdy byly zpravidla prezentovány různé barevné stimuly na pozadí, které měli být různě vyhodnocovány (Benes 1969; Saidapur et al. 2010). Pokusy na druzích *Acanthodactylus boskianus* spojovaného se strategií aktivního lovu a druhu *Acanthodactylus scutellatus* spojeného se strategií „sit-and-wait“ prokázaly, že zástupci obou druhů se byly schopni naučit se prostorové orientaci a řídit se pomocí prostorové paměti na základě poskytnutých orientačních stimulů a byla prokázána i schopnost rychle reagovat na změnu významu těchto stimulů, také se ukázalo že aktivní lovec se převrácenému významu učí snáze než druh spoléhající na strategii „sit-and-wait“ (Day et al. 1999).

Prostorová paměť je velice důležitá vlastnost každého živočicha. Zvířata se díky ní dokáží orientovat v místě svého výskytu (Noble et al. 2012). Toto se týká například vztahů se sousedy u teritoriálních druhů a rozlišování sousedních teritorií (Carazo et al. 2008). Bylo dále zkoumáno, jakými orientačními systémy se jednotlivé druhy řídí. Zda jde o místní nebo vnější orientační body. Bylo zjištěno mimo jiné, že jedincům druhu *Acanthodactylus boskianus* spojovaného se strategií aktivního lovu trvá naučení se situace cíle déle než druhu *Acanthodactylus scutellatus* spojovaného se strategií „sit-and-wait“. Tento fakt byl přiřčen způsobu diskriminace kořisti, protože „sit-and-wait“ strategové spoléhají převážně na zrak, a proto je pro ně snazší se naučit orientovat v prostoru pomocí optických orientačních bodů, přesto tyto pokusy odhalily nedostatky ještěřů ve flexibilitě prostorové paměti (Day et al. 1999). Pokusy na druhu *Uta stansburiana* se standardizovaným Barnesovým bludištěm ukázaly na schopnost prostorové orientace pomocí vnějších optických podnětů (Ladage et al. 2012). Schopnost flexibility této paměti byla také prokázána jako podceněna. Ukazuje se totiž, že zkušenost je rozhodujícím faktorem. Těchto důkazů bylo dosaženo ve studiích zabývajících se druhy *Scincella lateralis* (Paulissen 2008) a *Eulamprus quoyii* (Noble et al. 2012). Bylo také zjištěno, že ještěři druhu *Timon lepidus* jsou velice dobře schopni se orientovat v bludišti, čímž bylo prokázáno, že přinejmenším u některých druhů ze skupiny Squamata naproti dřívějším tvrzením hraje prostorová paměť důležitou roli (Mueller-Paul et al. 2012).

5. Dominantní způsoby diskriminace jedlé a nejdle kořisti u jednotlivých skupin ještěřů

Zrak, čich a chuť jsou mezi obratlovci hlavními způsoby vnímání podnětů spojených s kořistí, přičemž chuť byla považována za méně důležitou a proto také méně studována (Burghardt 1970). Čich dále můžeme dělit na olfaktorické podněty a podněty, které vyhodnocuje vomeronasální orgán tzv.: Jacobsonův orgán (Dial et al. 1996). Tyto dva smysly jsou rozlišovány z důvodu, že podněty do Jacobsonova orgán jsou přenášeny striktně přes hmitání jazykem (Burghardt 1970; Schwenk 1995). Zatímco čich je zprostředkováván pomocí senzoričkových buněk v epitelu nosní sliznice (Schwenk 1993a). U některých skupin může být tento způsob vnímání podpořen nasáváním vzduchu skrze nosní dírký, což se navenek může projevit vydouváním hrdla (Dial et al. 1996). Ukazuje se, že zrak je pro plazy důležitý, ale hlavní roli v rozhodování o dalším postupu a případné konzumaci hraje právě chemorecepce (Burghardt 1970; Chiszar et al. 2009).

5.1 Zrak

Zrakem rozumíme signály zprostředkované optickými nervy vznikající jako reakce na optické vjemy přijímané pomocí světločivných buněk v oční sítnici. Diskriminace kořisti za pomoci zraku je využitelná například při setkání s aposematickou kořistí (Terrick et al. 1995).

U plazů se vyskytují různé adaptace pro vidění v noci, jak bylo dokázáno například na druhu *Tarentola chazaliae*, který nevlastní žádné tyčinky, ale pouze tři různé druhy čípků (Roth et al. 2004). Dále byly objeveny adaptace ve vnímání barev a sice u druhu *Anolis cristatellus* byla prokázána schopnost vnímat ultrafialové světlo. (Fleishman et al. 2001).

Zrak je základním smyslem orientace pro spoustu živočichů včetně plazů (Zuri et al. 2000). Tento druh percepce může však působit i ve vnitrodruhové komunikaci (Fleishman et al. 2001; Perez i de Lanuza et al. 2012). Bylo prokázáno, že někteří ještěři jsou schopni rozeznávat pomocí zraku jednotlivé příslušníky stejného druhu a rozlišovat je na známé a neznámé, čehož může být využito v teritoriálních vztazích (Van Dyk et al. 2007). Zrak je tedy vysoce důležitý pro vyhledávání ale i diskriminaci jedlé kořisti (Wüster et al. 2004). Mnohé experimenty prokázali schopnost asociace barvy s jedlostí případně nejedlostí předložené potravy (Saidapur et al. 2010). Byly předloženy důkazy o přirozeném předpokladu pro učení se vyhýbat jasným barvám (Benes 1969). V pokusech na *Cnemidophorus tigris* bylo dokázáno, že pokusná zvířata se mnohem snáze učí vyhýbat odstínům červené než odstínům zelené simulující aposematické a kryptické zbarvení (Benes 1969). Podobná studie byla provedena na druhu *Thamnophis radix* kde bylo potvrzeno, že zvíře se snáze naučí vyhýbat se aposematicky zbarvené kořisti, tento druh k diskriminaci používá

chemorecepci, ale pomocí optických signálů se snáze učí vyhýbat se aposematické kořisti (Terrick et al. 1995). Při přebarvování motýlích křídel v pokusech s druhem *Ameiva ameiva* byla prokázána rychlá schopnost asociace přebarvených jedinců nejedlého druhu s nejedlostí (Boyden 1975).

5.2 Chemorecepce

Ještěři mají hned tři způsoby vyhodnocování chemicky založených podnětů (Pérez-Mellado 2002). Když se pohybujeme podél fylogenetickém stromu dle (Estes et al. 1988) od bazálních skupin k pokročilejším, postupně je výrazný trend ustupování gustace a nahrazování chuťových buněk na jazyku a obecně funkcí jazyka v manipulaci potravy, morfologickými změnami, které umožňují vyšší účinnost jazyku jako mediátoru chemických podnětů k vomeronasálnímu orgánu (Schwenk 1985). Tento fenomén je pozorovatelný zároveň u různých loveckých strategií a sice při přechodu k aktivnímu lovení kořisti (Cooper et al. 2001a).

Chemorecepce a schopnost ještěřů rozlišovat kořist byla často spojována s ekologickou strategií získávání potravy (Pianka 1966). Následné rozlišení jednotlivých ještěřů na „sit-and-wait“ strategii a aktivní lovce bylo spjata s mírou orientace chemickými podněty při identifikaci kořisti. S první strategií byla spjata převážně skupina Iguania a Gekkota (Cooper 1997). V poslední době se vyskytly studie zpochybňující přísnost tohoto rozdělení (Shafir et al. 1998; Cooper 2005). Stejně jako byly objeveny výjimky v daných skupinách, která tato tvrzení pouze potvrzují (Cooper 1995; Labra 2007; Besson et al. 2009). Také byla zpochybněna vhodnost metody TFAS kvůli možnosti jiného způsobu chemorecepce než vomeronasálním orgánem (Schwenk 1993a).

Naproti dřívějším předpokladům, že pro strategii „sit and wait“ je diskriminace chemických podnětů nedůležitá (Cooper 1999). Bylo prokázáno, že tito ještěři, kteří kořist přepadají ze zálohy využívají chemorecepce k identifikaci vhodného místa pro takový přepad (Labra 2007; Besson et al. 2009). Toto rozdělení bylo v poslední době kritizováno (Cooper 2005). Výzkumy neprokázaly zvýšenou frekvenci hmitů jazykem a proto se předpokládalo, že chemorecepce u těchto druhů nehraje důležitou roli (Cooper et al. 2009). Dnes zjišťujeme, že tento předpoklad lze metodicky zpochybnit (Clark 2004; Labra 2007; Besson et al. 2009).

Chemorecepce se může také významně podílet na vnitrodruhové komunikaci (Dussault et al. 1991; Cooper et al. 1994; Mason et al. 2010). Například může být užita při rozeznávání příbuzných jedinců (Bull et al. 2001). Také může být využita při rozeznávání sousedních jedinců u teritoriálních druhů což může být ovlivněno oddělením mláďat od sebe navzájem v raném věku (Carazo et al. 2008; Saidapur et al. 2013). Také je znám význam chemorecepce, jako způsobu

orientace užívaného například k nacházení jídla (Cooper et al. 2001b) nebo k vyhýbání se predátorům (Dial et al. 1989; Marcellini et al. 1991). Tato schopnost zachází u některých skupin do extrémů ve změně morfologické podoby jazyku (Schwenk 1995).

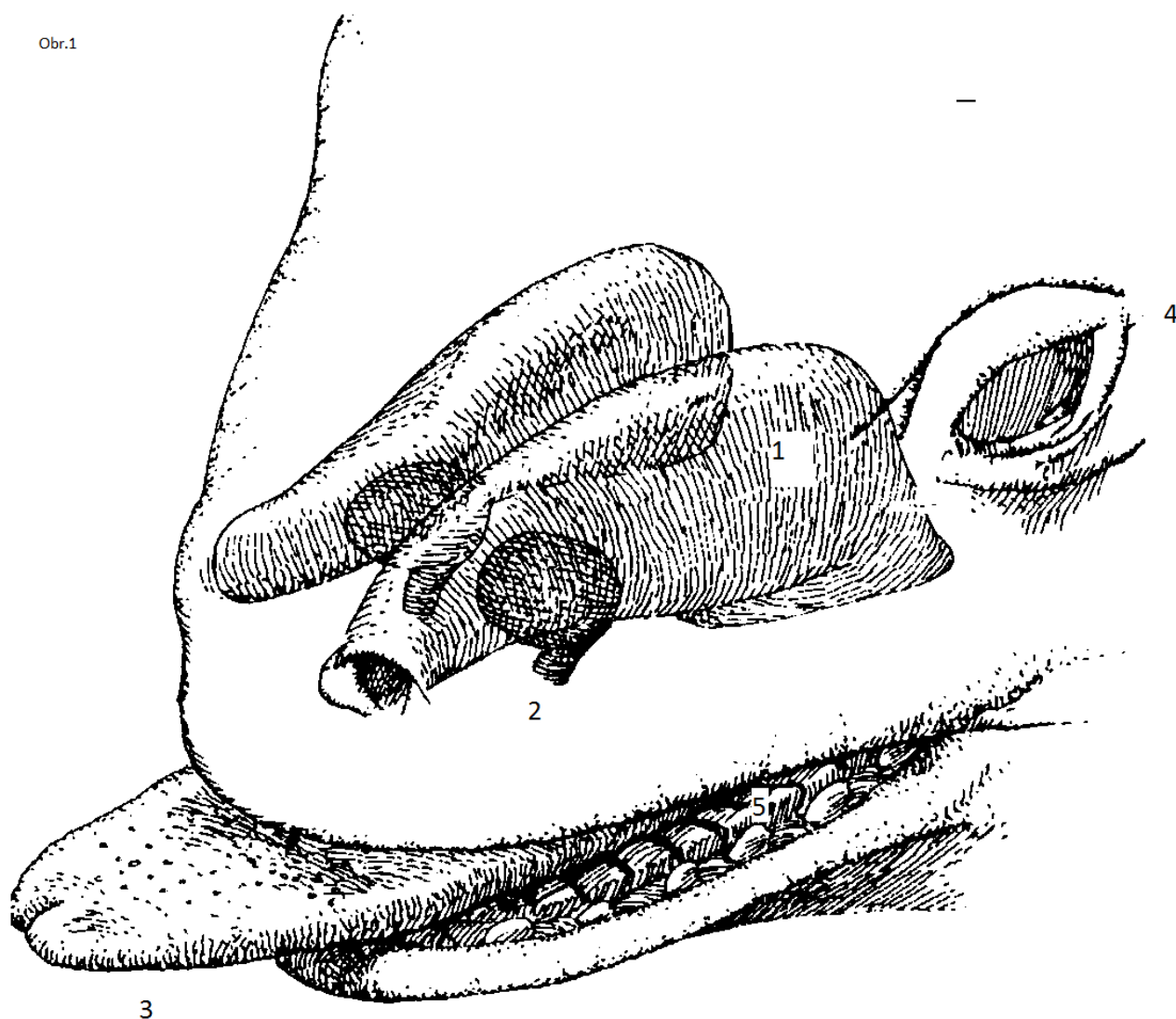
5.2.1 Čich

Pasivní chemorecepce spočívá ve vnímání a vyhodnocování volatilních látek přítomných ve vzduchu epitelem nosní dutiny (Schwenk 1995). Nosní dutina je charakterizována ústím v anteriorní části hlavy a zároveň oddělením nozder od dutiny ústní, na rozdíl od orgánu Jacobsonova (Schwenk 1995). Zvíře může posilnit přijímání vjemů aktivním nasáváním vzduchu do nozder, což se projevuje jako vydouvání hrdla (Dial et al. 1996).

Na tento způsob diskriminace zatím nebylo příliš nahlíženo, kromě skupiny Gekkota, kteří jsou považováni za olfaktorické specialisty (Schwenk 1993a). Důvody pro takové tvrzení pochází především z morfologických studií mozku, kde čichový lalok je na první pohled mnohem vyvinutější než u jiných šupinatých plazů (Schwenk 1993a). Nejen abundance, ale vlastní morfologie čichového orgánu se napříč šupinatými plazy velmi liší (Schwenk 1993b). Na rozdíl od jejich schopnosti diskriminace na základě chemických podnětů (Cooper et al. 1990).

5.2.2 Jacobsonův orgán

Také nazývaný vomeronasální orgán (Burghardt 1970). Je klíčovou morfologickou strukturou v evoluci šupinatých plazů (Gans 1978). Je tvořen houbovitou strukturou uloženou ve vlastní dutině situované mezi dutinou nosní a dutinou ústní (viz obr.1) (Schwenk 1995). Tato dutina je spojena vomeronasálními kanály v anterioriní části s dutinou ústní skrze horní patro (Burghardt 1970). Těmito kanálky jsou přijímány chemické podněty přinášené jazykem k vyhodnocení (Schwenk 1995). Vjemy vnímané Jacobsonovým orgánem jsou na rozdíl od vjemů zpracovávaných čichem založeny na méně volatilních látkách, které jsou aktivně přijímány pomocí hmitů jazykem (Schwenk 1995). Jazyk může být morfologicky přizpůsoben k tomuto účelu. Toho je dosahováno například větší mírou větvení jazyku nebo jeho vyšší flexibilitou, která umožňuje zachytávání více chemických podnětů (Burghardt 1970). Více v kapitole 5.2.3

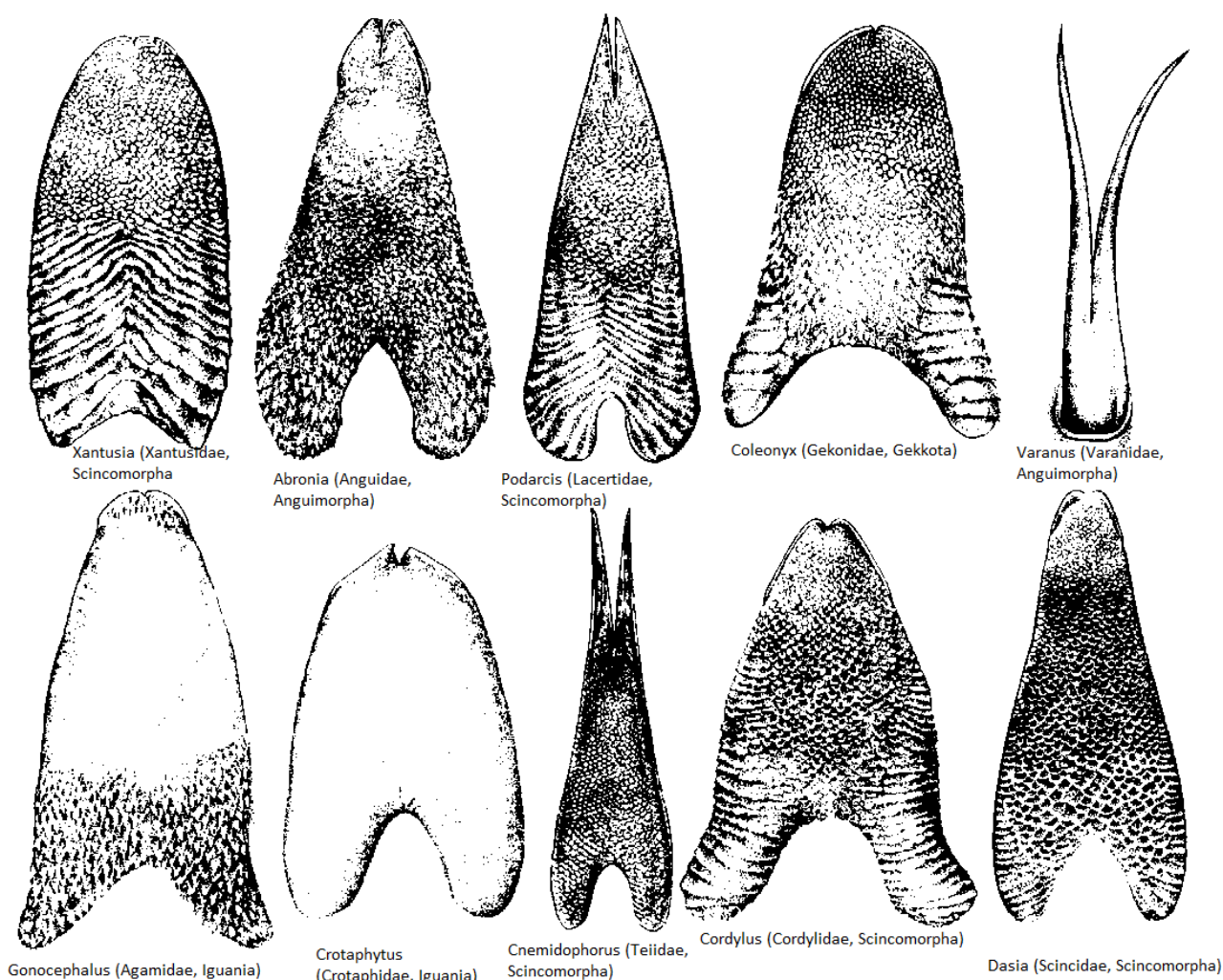


- 1 - Nosní dutiny
- 2-Jacobsonův orgán a jeho dutiny
- 3-Rozeklaný jazyk
- 4- oko
- 5-Tluma

Obr.1 Ilustrace: George Schwenk (Schwenk 1995)

5.2.3 Jazyk

Morfologie jazyku a jeho obsazení chuťovými buňkami se v rámci různých skupin velice liší (Schwenk 1995) (viz obr. 2). Tohoto faktu je zapříčiněno postupnou specializací jazyku z orgánu pomocného při manipulaci s kořistí na orgán vysoce specializovaný k získávání volných chemikálií z prostoru a jejich prezentaci vomeronasálnímu orgánu (Schwenk et al. 1989). Rozeklanost jazyku koreluje přímo úměrně s postupným ústupem chuťových buněk a se zvýšenou schopností chemorecepce pomocí Jacobsonova orgánu (Schwenk 1995; Cooper 1997).



Obr.2 Ilustrace: Mary Jane Spring (Schwenk 1995)

5.2.4 Chuť

Chuť je jedním ze základních smyslů vnímání chemických látek většiny pozemních obratlovců (Schwenk 1993a). Chuťové pohárky se vyskytují na jazyku u většiny druhů šupinatých plazů, až na některé výjimky, například druh *Gonatodes antillensis* (Schwenk 1985). U hadů a varanů dochází až k úplnému vymizení chuťových buněk (Schwenk 1985). U studovaných druhů tvoří další výjimku chameleoni, protože nemají žádné chuťové buňky v ústní dutině (Schwenk 1985).

Po ulovení nejeđlé, případně i toxické potravy hraje chuť zásadní roli, následuje chování specifické ještěřům, které se vyznačuje otíráním tlamy o dno terária, případně o nějaký jiný povrch zvířeti dostupný (Stanger-Hall et al. 2001; Bonacci et al. 2008; Saidapur et al. 2010). Většina zrakem se orientujících naivních predátorů je odkázána na učení. Toxická kořist bývá zpravidla nepříjemná a po získání zkušenosti s takovou kořistí se zvíře naučí vyhýbat znakům s ní spojenou (Price-Rees et

al. 2011). Velké procento takové napadené kořisti, která je po útoku pomocí gustace vyhodnocena jako nejedlá a tudíž odmítnuta tento útok přežívá (Boyden 1975).

5.3 Vrozená diskriminace

U hadů a některých dalších zástupců šupinatých plazů lze pozorovat od vylíhnutí jejich preference pro chemické podněty přirozené kořisti (Burghardt 1973; Reznick et al. 1981; Saviola et al. 2012). Dokonce pokud jsou vychováni na kořisti, kterou v přírodě normálně neloví. Při setkání s chemickými podněty odebranými z původní přirozené kořisti ji však jasně preferují (Saviola et al. 2013).

6. Přehled ještěřů u kterých bylo zkoumáno jakým způsobem se učí rozlišovat jedlou a nejedlou kořist

6.1 Iguania a Gekkota

Tyto dvě skupiny uvádíme dohromady především kvůli faktu, že obě skupiny spadají do „sit-and-wait“ strategie, a přestože v poslední době studie zpochybňují toto původní rozdělení (Cooper 2005) starší studie z něho stále vycházejí.

6.1.1 Zrak ve skupinách Iguania a Gekkota

Mezidruhová komunikace ve skupině Iguania je často založena na optických signálech, které jsou jedinci tohoto druhu schopni velmi dobře vnímat (Fleishman et al. 2001). Chemorecepce pomocí Jacobsonova orgánu u této skupiny nehraje roli ve vyhledávání kořisti a proto jsou Iguania považována za primárně opticky se řídící predátory (Cooper 1989).

Diskriminace na základě optických podnětů je známa především jako produkt schopnosti asociačního učení. Bylo prokázáno, že pomocí asociačního učení jsou některé druhy těchto skupin schopny rozlišovat kořist dle barvy (Saidapur et al. 2010). Práce zabývající se těmito asociačními učením jsou více probrány v kapitole 2.3.

6.1.2 Chemorecepce ve skupinách Iguania a Gekkota

Jak bylo výše zmíněno. Iguania jsou považováni za skupinu nepříliš spoléhající na chemické podněty, při výběru kořisti. Jsou řazeni spolu s podřádem Gekkota do ekologické strategie „sit-and-wait“ (McBrayer et al. 2002), která je spojována se sníženou frekvencí hmitání jazykem. Jak jsem výše uvedl hmitání jazykem je u aktivních lovců primárně užíváno k přenosu chemických

podnětů jazykem a jejich prezentaci vomeronasálnímu orgánu. Hmitání jazykem je pro predátora přepadávacího kořisti ze zálohy spíše nevýhodné, protože tím může vyrazit svou polohu jednak kořisti, ale také případnému predátorovi (Cooper et al. 1996). Zároveň jsou však některé druhy schopny registrovat přítomnost takového predátora jak bylo dokázáno například na vztahu druhu *Coleonyx variegatus* a jeho predátora *Phyllorhynchus decurtatus* (Dial et al. 1989).

Pro zjišťování schopností rozlišovat jednotlivé druhy kořisti pouze pomocí tohoto orgánu se běžně používá metoda TFAS neboli „*tongue-flick-attack-score*“, která spočívá v prezentaci chemického podnětu zvířeti na vatové tyčince (Cooper et al. 1990; Cooper, 1992; Cooper 1995). Touto metodou byly zkoumány druhy *Anolis caroliensis*, *Sceloporus malachiticus* a *Calotes mystaceus* diskriminace kořisti nebyla touto metodou potvrzena (Cooper 1989).

Přesto pokusy na druhu *Calotes versicolor* ukazují na diskriminaci pomocí chemických podnětů, protože pouze šest ze 36 jedinců přijali potravu poprášenou látkou vzbuzující odpor, kterou následně vyplivnuli a otírali si tlamu o kraj misky. Tyto pokusy se však primárně nezaobírali diskriminací kořisti na základě chemorecepce, ale spíše otázkou asociačního učení, a proto nebylo zjištěno, který smysl řídí toto chování (Saidapur et al. 2010).

K vyhodnocování hypotéz, zda tito ještěři užívají chemorecepce k diskriminaci kořisti bylo užíváno převážně metodiky TFAS. To je standardizována metoda užívaná pro zhodnocení zda je subjekt schopen chemické diskriminace pomocí Jacobsonova orgánu. Většinou je užita v kombinaci s vatovými tyčinkami, na kterých je prezentován subjektu chemický podnět. Tyto objekty mohou být drženy v ruce (Cooper, 1992) nebo kleštích v případě vatových kuliček u větších druhů (Cooper et al. 2001c), nebo mohou být prezentovány například v misce a zvíře tedy není stresováno přítomností experimentátora (Cooper et al. 2001c; Besson et al. 2009). Touto metodou byly testovány např. druhy *Pachydactylus turneri*, *Oplurus cuvieri*, *Corytophanes cristatus* (Cooper 1999), *Acanthosauria crucigera*, *Chameleo pardalis*, *Chameleolis chamaeleonides*, *Crotaphytus collaris*, *Anolis smallwoodi* (Cooper et al. 1996; Cooper et al. 2001c) *Phrynosoma cornutum* (Cooper et al. , 2009), *Anolis caroliensis*, *Sceloporus malachiticus*, *Calotes mystaceu* (Stanger-Hall et al. 2001) *Thecadactylus rapicauda*, *Gecko gecko* (Cooper 1995). V těchto pokusech bylo touto metodou prokázáno, že tyto druhy nediskriminují kořist pomocí chemorecepce zprostředkované Jacobsonovým orgánem. Na druhou stranu u gekončíka *Eublepharis macularius* bylo touto metodou prokázáno, že se dokáže řídit pouze podněty poskytované vomeronasálnímu orgánu. Tento nález v této skupině se vysvětluje přechodem gekončíků rodu *Eublepharis* na aktivní lov (Cooper 1995).

Tato metoda však nevypovídá vůbec o možnosti olfakce, protože záleží na hmitech jazykem a tudíž přenosu podnětů do Jacobsonova orgánu (Cooper et al. 1990). Gekkota jsou převážně olfaktoricky se řídící skupina, která dokáže vyhledávat kořist pouze za pomoci chemických podnětů, ovšem bez jediného hmitu jazyka (Schwenk 1993a). Jak bylo ukázáno na druhu *Eublepharis macularius* (Cooper 1995) Existují také zmínky o zvýšeném vydouvání hrdla před útokem což dále naznačuje možnosti olfakce u druhu *Pachydactylus turneri* (Cooper 1999).

Další možností diskriminace kořisti pomocí chemorecepce je chuť přestože tato forma diskriminace je užívána převážně při asociačním učení je to nepostradatelná součást smyslové výbavy a podstatný diskriminační aparát, díky kterému jsou generalisté schopni naučit se rozpoznat jedovatou nebo nechutnou kořist s jistou barvou (Stanger-Hall et al. 2001). V těchto experimentech byl využit druh *Anolis carolinensis*. Více informací v kapitole 2.1.1.

V poslední době bylo zjištěno, že druh *Liolaemus lemniscatus* patřící do skupiny Iguania je schopen detekovat a vyhodnocovat chemické podněty kořisti (Labra 2007). Tohoto tvrzení bylo dosaženo metodou, která spočívala v prezenci kořisti, v tomto případě larev druhu *Tenebrio molitor* v části výběhu zvířete po předem stanovenou dobu před prezencí zvířete (Labra 2007). Po odebrání larev, a prezentaci výběhu zvířete bylo pozorováno, že dané zvíře se daleko více zdržuje v části kde byly dříve umístěny larvy. Přesto četnost a frekvence hmitů jazykem nebyly signifikantně rozdílné mezi jednotlivými částmi výběhu (Labra 2007). Podobným příkladem byl pokus ve kterém byla sledována doba, kterou testovací subjekty trávily v přítomnosti vatového soudku pomocí, kterého jim byl prezentován v misce chemický podnět kořisti. Tímto způsobem byla zjištěna schopnost orientace pomocí chemorecepce u druhu *Hoplodactylus maculatus* (Besson et al. 2009).

6.2. Amphisbaenia a Dibamidae

Skupiny Dibamidae a Amphisbaenia považujeme za chemorepce se řídící hlavně kvůli faktu, že většinu času tráví v podzemí (Gans 1978; Townsend et al. 2011) a tak nelze předpokládat příliš vyvinutý zrak.

6.2.1 Chemorecepce ve skupinách Amphisbaenia a Dibamidae

Skupina Amphisbaenia je velmi málo prozkoumaná v tomto ohledu (Cooper et al. 1996). Jsou zde také potíže s vlastní metodikou výzkumu, kvůli specifickému způsobu života těchto živočichů (Gans 1978). Přesto několik prací bylo provedeno. U pokusu na druhu *Amphisbaenia heterozonata* se ukázaly problémové hlavně kvůli nedostatku informací o složení potravy tohoto druhu. Tyto testy však prokázaly diskriminaci chemických podnětů kořisti a tedy řízení tohoto

druhu těmito podněty (Semhan et al. 2010). Dále byla metodou TFAS (viz výše) prokázána diskriminace kořisti pomocí chemorecepce u druhu *Blanus cinereus* (López et al. 1992). Dále tento pokus byl potvrzen jinou metodou, která byla provedena na živé kořisti (López et al. 1994).

U skupiny Dibamidae máme pouze předpoklad o existenci chemorecepce a řízení zvířat tímto smyslem. Toto se dá předpokládat od blízké morfologické příbuznosti s hady a skupinou *Amphisbaenia* (Estes et al. 1988).

6.3. Serpentes

Serpentes jsou skupina na které byla objevena pokročilá schopnost chemorecepce v první řadě (Burghardt 1970). Ale byly nalezeny výjimky, které se řídí zrakem (Saviola et al. 2012). Všichni hadi jsou masožraví (Burghardt 1970).

6.3.1. Zrak u skupiny Serpentes

Pokusy na jedincích druhů *Pituophis catenifer*, *Scotophis spiloides*, *Mintonius vulpina*, *Lampropeltis getula* a *Pantherophis guttatus* (Saviola et al. 2012) zaměřené na zrakovou podstatu podnětů kořisti byly prováděny za pomoci prezentace potenciální kořisti druhu *Mus musculus* v neprodyšně uzavřených průhledných plastických krabičkách. Pouze na druhu *Mintonius vulpina* byla prokázána diskriminace kořisti pomocí vizuálních podnětů (Saviola et al. 2012).

V experimentech na jedincích druhu *Thamnophis sirtralis semifasciata* u kterých byl eliminován zrak a čich, že jsou pro tento druh vysoce důležité optické podněty kořisti bez kterých k útoku vůbec nedojde což je podobné případům kdy bylo narušeno nervové spojení s vomeronasálním orgánem (Burghardt et al. 1968).

6.3.2. Chemorecepce u skupiny Serpentes

Hadi jsou skupinou charakteristickou pro objevení vztahu Jacobsonova orgánu a rozeklaného jazyku. Bylo také zjištěno, že pokud je u některých druhů hadů přerušeno nervové spojení mezi vomeronasálním orgánem a mozkem, ustává potravní chování (Burghardt 1970). Z tohoto lze vyvodit, že chemorecepce je pro hady klíčovým smyslem kterým se řídí při vyhledávání a přijímání potravy, a tedy i když had vidí kořist neproazuje predatorem chování. Byly však také prokázány výjimky (Saviola et al. 2012). Metodou TFAS byly zkoumány druhy viz tabulka 1.

Tabulka 1: Souhrn druhů hadů u kterých byla zkoumána schopnost diskriminace kořisti pomocí metody TFAS

Druh	Diskriminace pomocí Jacobsonova orgánu	Studie
<i>Thamnophis sirtralis sirtralis</i>	Prokázána	(Burghardt 1970; Cooper et al. 1990)
<i>Thamnophis radix radix</i>	Prokázána	(Burghardt 1967)
<i>Thamnophis elegans aquaticus</i>	Prokázána	(Burghardt 1967; Burghardt 1970)
<i>Thamnophis butleri</i>	Prokázána	(Burghardt 1967; Burghardt 1970)
<i>Storeia decayi wrightorum</i>	Prokázána	(Burghardt 1967; Burghardt 1970)
<i>Storeia o. occipitomaculata</i>	Prokázána	(Burghardt 1970)
<i>Natrix s. sipedon</i>	Prokázána	(Burghardt 1968)
<i>Natrix grahami</i>	Prokázána	(Burghardt 1968)
<i>Natrix septemvittata</i>	Prokázána	(Burghardt 1968)
<i>Elaphe v. vulpina</i>	Nejednoznačná	(Burghardt 1970)
<i>Opheodrys vernalis blanchardi</i>	Prokázána	(Burghardt 1967)
<i>Coluber</i>	Neprokázána	(Burghardt 1970)
<i>Heterodon</i>	Neprokázána	(Burghardt 1970)
<i>Lampropeltis</i>	Neprokázána	(Burghardt 1970)
<i>Crotalus viridis viridis</i>	Prokázána	(Saviola et al. 2013)

U druhu *Crotalus viridis viridis* může docházet v rámci ontogeneze k postupné změně, jak se v dospívání mění potravní návyky toto může hrát roli v experimentech na naivních mláďatech jiných druhů (Saviola et al. 2012).

V dalších pokusech byly druhy *Pituophis catenifer*, *Scotophis spiloides*, *Mintonius vulpina*, *Lampropeltis getula* a *Pantherophis guttatus* prezentovány s podnětem *Mus musculus* v plastických krabičkách, které byly průchozí pro případné chemické podněty a zároveň byly zalepeny aby nedocházelo ke stimulaci optickými podněty. V těchto pokusech byly spočteny hmyty jazykem a celková doba strávená v blízkosti stimulu během 10 minutového pokusu. Kontrolní vzorek byl představen kořisti uvnitř zneprůhledněnou neprodyšně uzavřenou krabičkou. Druhá kontrola byla představována začerněnou, prázdnou a neprodyšně uzavřenou plastickou krabičkou. Pro druhy *Pituophis catenifer*, *Scotophis spiloides*, *Lampropeltis getula* a *Pantherophis guttatus* byla chemorecepce prokázána za primární smysl pro detekci kořisti (Saviola et al. 2012).

6.4. Autarchoglossa

Tímto pojmem rozumíme Scincomorpha a Anguimorpha (Estes et al. 1988).

6.4.1 Zrak ve skupině Autarchoglossa

U druhu *Ameiva ameiva* bylo v terénní studii sledováno potravní preference a diskriminace jedlé kořisti tato studie byla provedena na několika zástupcích různých druhů motýlů. Bylo také vyzkoušeno záměnou křídel u jednotlivých druhů zda ještěři diskriminují na základě optických nebo chemických podnětů. Zvířata projevila jasnou diskriminaci podle optických podnětů (Boyden 1975). Pokud však uloví kořist nepoživatelnou je odmítnuta pomocí gustace (Bonacci et al. 2008).

Na naivních mláďatech druhu *Sceloporus malachiticus* bylo zjištěna vrozená preference pro cvrčky jako potravu. Byla zároveň zjištěna vrozená averze ke druhu *Oncopeltus fasciatus* jako možné kořisti (Reznick et al. 1981).

6.4.2 Chemorecepce ve skupině Autarchoglossa

Studie provedená na druhu *Podarcis sicula*, který je řazen mezi generalistické predátory se zabývala chováním ještěrů vůči aposematicky zbarvené kořisti a jejich rozdílem od chování proti kořisti kryptické. Výsledky napověděly, že aposematická kořist je méně napadána a zpravidla nepožita. Výsledky mohou být zkresleny faktem, že zvířata užitá v této studii nebyla naivní vůči daným kořistem, protože byly pořízeny odchylem ve volné přírodě. Autorka dále považuje tuto schopnost diskriminace za chemorepcepci, protože se tento druh řadí mezi aktivní lovce, ale neposkytuje žádná data k doložení tohoto tvrzení (Bonacci et al. 2008).

Ve srovnávací analýze prováděných metodou TFAS byl druh *Eumeces laticeps* shledán schopným diskriminace na základě chemických podnětů, při porovnání s daty od kontrolního druhu *Thamnophis sirtalis* (Cooper et al. 1990). Metodikou TFAS byla dále prokázána schopnost diskriminace podnětů kořisti od podnětů kontrolních u druhů *Cnemidophorus inornatus* (McGovern et al. 1984), *Cnemidophorus murinus* (Cooper et al. 2002), *Varanus exanthematicus* (Cooper et al. 2001d), *Gerrhosaurus nigrolineatus* (Cooper 1992), a *Ameiva ameiva* (Cooper et al. 2002). U omnivorních druhů *Podarcis lilfordi* (Cooper et al. 2002; Pérez-Mellado 2002), *Gallotia simonyi* a *Gallotia caesaris* byla prokázána také schopnost rozlišení podnětu kořisti od kontrolního podnětu, ale přímá diskriminace kořisti již prokázána nebyla (Pérez-Mellado 2002).

Studie na naivních juvenilních jedincích druhu *Eumeces fasciatus* byla provedena za pomoci vatových tyčinek prezentujících dva podněty kořisti a dva podněty kontrolní najednou po dobu 15-ti minut. Při opakování testu bylo pořadí podnětů převráceno. Výsledky této studie vypovídají o vrozené preferenci studovaného druhu vůči určitým druhům kořisti a zároveň schopnosti diskriminace této kořisti na základě chemických podnětů (Burghardt 1973) podobně jako u některých hadů (Saviola et al. 2012).

Schopnost diskriminace na základě chemických podnětů bylo touto metodou prokázáno i u omnivorního druhu *Gallotia caeasaris* (Cooper, et al. 2001a) a *Cnemidophorus murinus* prokazující, že zvířata živící se herbivorně jsou schopna vyhledávat rostlinou potravu pomocí vomeronasálního orgánu (Cooper et al. 2002).

Mláďata největšího žijícího zástupce skupiny Squamata *Varanus komodoensis* byla testována v prezenci kořisti uzavřené v začerněné perforované plastové krabici (Chiszar et al. 2009). Při prezentaci podnětu byly subjekty podrobeny pěti minutovému pozorování ve kterém byl spočten průměrný počet hmitů jazykem, který byl následně porovnán s průměrným počtem hmitů jazykem v kontrolním vzorku dat, který byl pořízen za nepřítomnosti kořisti v průhledné perforované krabici. Výsledky ukázaly, že ač se tento druh může řídit pouze chemickými podněty tak zrak je pro tyto predátory také velmi významný (Chiszar et al. 2009).

7. Generalizace kořisti

Generalizací rozumíme proces kdy jsou zkušenosti z konzumace podobné kořisti vztaženy i na novou potenciální avšak podobnou kořist nebo naopak podněty jedlé kořisti mohou být generalizovány (McGovern et al. 1984). U druhu *Sceloporus malachiticus* byla generalizace zjištěna u dospělců, kteří generalizovali nepoživatelnou kořist druhu *Oncopeltus fasciatus*, kterou

považovali za zástupce Hemiptera, kterými se živý normálně. Zkušeni jedinci se naučily této kořisti vyhýbat (Reznick et al. 1981).

Generalizace u skupiny Squamata probíhá a je specifická pro jednotlivé skupiny. Hadi řídící se pomocí chemických signálů kořisti mohou napadat i kořist, která vylučuje podobné látky (Reznick et al. 1981). Aposematicky zbarvená kořist je u zkušených predátorů generalizována jako nejedlá a rychleji se dokáží naučit vyhýbat se různým odstínům daného zbarvení (Benes 1969; Bonacci et al. 2008).

Pokusy metodou TFAS na generalistickém predátorovi druhu *Boiga irregularis* ukazují, že reaguje potravním chováním i na lipidy lidského původu stejnou měrou jako na lipidy obvyklé kořisti (Reznick et al. 1981). Touto metodou byla u druhu *Podarcis lilfordi* dále zjištěna diskriminace různých druhů potenciální kořisti, ale nebyla zvýšena specifická odpověď jak bylo předpokládáno u generalistického predátora (Greene et al. 2002).

8. Závěr

Squamata jako skupina byly dříve podceňována v rozvinutých schopnostech myšlení. Pokusy v posledních letech prokazují pokročilé schopnosti instrumentálního učení a vyvracejí předešlé závěry (Suboski 1992; Leal et al. 2012).

Smyslové vnímání u různých skupin šupinatých plazů je velmi vyspělé (Roth et al. 2004). V morfologických studiích byly prokázány adaptace potřebné pro zvýšené vnímání zrakových stimulů při nízké viditelnosti a vysokou schopnost rozlišování barev v porovnání s pozadím (Fleishman et al. 2001). Na základě smyslů jsou Squamata schopna rozlišovat kořist a vybírat si podle podnětů jejich druhu nejlépe spojených s těmito smysly. Tato schopnost může být získána během života procesy učení (Saidapur et al. 2010), ale existují i druhy, které mají geneticky nastavenou preferenci k určité kořisti (Saviola et al. 2012). Pomocí chemorecepce se pak takový predátor řídí při vyhledávání dané kořisti případně k vyhledávání místa výskytu takové kořisti (Teather 1991; Labra 2007).

Velký důraz při zkoumání diskriminace kořisti je kladen na schopnost chemorecepce, která je obecně ve skupině Squamata vysoce vyvinuta (Burghardt et al. 1968), přestože to nemusí být hlavní způsob diskriminace kořisti, podílí se také na vnitrodruhové komunikaci, ale také může sloužit k identifikaci predátora (Dial et al. 1989).

Schopnost chemorecepce a její hlavní projevy můžeme odvíjet od morfologických poznatků jazyka, především jeho rozvětvenosti a také jeho obsazením chemorecepčními buňkami a sice se bavíme o rozdílu mezi čichem chutí a recepcí pomocí Jacobsonova orgánu, který je velmi unikátní v

této skupině (Schwenk 1995). Dále může schopnost chemorecepce korelovat s ekologickou strategií jednotlivých druhů (Cooper 1997). Základní rozdělení těchto strategií bylo zpochybněno a zároveň byl nalezen způsob využití chemorecepce u druhů u kterých nebyla považována za příliš důležitou (Cooper 2005; Labra 2007). Druhy u kterých je chemorecepce hlavním smyslem podílejícím se na vyhledávání kořisti jsou například různé podzemní druhy ze skupin Amphisbaenia a Dibamidae (López et al. 1994; Townsend et al. 2011). Potravní generalisté jsou schopni rozpoznat chemické podněty kořisti, ale již nevykazují rozdílnou reakci mezi těmito podněty (Cooper, et al. 2001a).

Generalizace může mít význam v rozpoznávání i nejdle kořisti (Bonacci et al. 2008). Tímto rozumíme spojování si jasných, aposematických barev s jedovatostí nebo nepoživatelností kořisti (Benes 1969). Bylo také prokázáno že potravní specialisté díky aposematismu vyhledávají kořist a napadají jí způsobem aby zneškodnily nebezpečí z obraných útoků (Wüster et al. 2004).

9. Použitá literatura (sekundární citace jsou označeny hvězdičkou)

- Benes E.S., 1969. Behavioral Evidence for Color Discrimination by the Whiptail Lizard , *Cnemidophorus tigris*. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1969(4), pp.707–722.
- Besson A.A, Hiery A., Oros E., Llen E.A., Radley S.B., Orrie C.N. & Ree A.C., 2009. Evidence of Food Chemical Discrimination in Tuatara (O . *Rhynchocephalia*): Comparison with a Gekkotan Lizard (O. *Squamata*). *Journal of Herpetology*, 43(1), pp.124–131.
- Bonacci T., Aloise G., Brandmyar P., Brandmyar T.Z. & Capula M., 2008. Testing the predatory behaviour of *Podarcis sicula* (Reptilia : Lacertidae) towards aposematic and non-aposematic preys. *Amphibia-Reptilia*, 29(2000), pp.449–453.
- Boyden T.C., 1975. Butterfly Palatability and Mimicry : Experiments with Ameiva Lizards. *Society for the study of evolution*, 30(1), pp.73–81.
- Bull C.M., Bonnett M., Garner M. J., Steven J., Cooper B., Cooper S. J. B. & Bul M., et al., 2001. Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(2), pp.173–179.
- Bull, C.M., Griffin, C.L. & Johnston, G.R., 1999. Olfactory discrimination in scat-piling lizards. *Behavioral Ecology*, 10(2), pp.136–140.
- Burghardt G.M., 1970. Chemical Perception in Reptiles. *Advances in Chemoreception*, 1, pp.241–304.
- Burghardt G.M., 1968. Chemical Preference Studies on Newborn Snakes of Three Sympatric Species of *Natrix*. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1968(4), pp.732–737.
- Burghardt G.M., 1973. Chemical Release of Prey Attack : Extension to Naive Newly Hatched Lizards , *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, 1973(1), pp.178–181.
- Burghardt G.M., 1967. Chemical-Cue Preferences of Inexperienced Snakes : Comparative Aspects. *American Association for the Advancement of Science*, 157(3789), pp.718–721.

- Burghardt G.M., 1977. Learning processes in reptiles. In *Ecology and Behaviour* A. A Subsidiary of Harcourt Brace Jovanovich, pp. 555–681.
- Burghardt G.M. & Hess, E.H., 1968. Factors influencing the chemical release of prey attack in newborn snakes. *Journal of comparative and physiological psychology*, 66(2), pp.289–95.
- Carazo P., Font E. & Desfilis E., 2008. Beyond “nasty neighbours” and “dear enemies”? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Animal Behaviour*, 76(6), pp.1953–1963.
- Clark B.F., Amiel J.J., Shine R., Noble D.W. & Whiting M.J., 2013. Colour discrimination and associative learning in hatchling lizards incubated at “hot” and “cold” temperatures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(2), pp.239–247.
- Clark R.W., 2004. Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) use chemical cues to select ambush sites. *Journal of chemical ecology*, 30(3), pp.607–17.
- Cooper W.E.J., 1999. Prey chemical discrimination in ambush foragers: absence in representatives of two additional iguanian lizard families and probable olfactory mediation in a gekkonine gecko. *Chemoecology*, 9(4), pp.155–159.
- Cooper W.E., 1997. Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging , lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(4), pp.257–265.
- Cooper W.E., 2003. Food Chemical Discrimination by the Omnivorous Lizard *Leiolepis belliana*. *Journal of Herpetology*, 37(1), pp.189–190.
- Cooper W.E.J., 1995. Prey discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetological Monographs*, 9(1995), pp.120–129.
- Cooper W.E., 2005. The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. *Journal of Zoology*, 267(02), pp.179–190.
- Cooper W.E. & Burghardt, G.M., 1990. A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamate reptiles. *Journal of chemical ecology*, 16(1), pp.45–65.
- Cooper W.E., Deperno C.S. & Fox S.F., 1996. Prey Chemical Discrimination and Strike-Induced Chemosensory Searching in Lizards : Their Absence in a Crotaphytid Lizard (*Crotaphytus collaris*) and a Proposal for Research in Zoos. *Wiley-Liss*, pp.239–253.
- Cooper W.E., López P. & Salvador A., 1994. Pheromone detection by an amphisbaenian. *Animal Behaviour*, pp.1401–1411.
- Cooper W.E. & Pérez-Mellado, V., 2001b. Location of fruit using only airborne odor cues by a lizard. *Physiology & behavior*, 74(3), pp.339–42.
- Cooper W.E.J. & Sherbrooke W.C., 2009. Prey Chemical Discrimination by Tongue Flicking Is Absent in the Texas Horned Lizard , *Phrynosoma cornutum*. *The Society for the Study of Amphibians and Reptiles*, 43(4), pp.688–692.
- Cooper W.E.J., 1989. Absence of prey odor discrimination by iguanid and agamid lizards in applicator tests. *Copeia*, 1989(2), pp.472–478.
- Cooper W.E.J. & Caldwell, J., 2002. Food-chemical discrimination and correlated evolution between plant diet and plant-chemical discrimination in lacertiform lizards. *Canadian journal of ...*, 663, pp.655–663.

- Cooper W.E.J., Ferguson G. & Habegger J., 2001c. Responses to animal and plant chemicals by several iguanian insectivores and the tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Journal of Herpetology*, 35(2), pp.255–263.
- Cooper W.E.J. & Habegger J., 2001d. Responses by juvenile savannah monitor lizards (*Varanus exanthematicus*) to chemical cues from animal prey, plants palatable to herbivores, and conspecifics. *Journal of Herpetology*, (February).
- Cooper W.E.J., 1992. Prey Odor Discrimination and Poststrike Elevation in Tongue Flicking by a Cordylid Lizard, *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *Copeia*, 1992(1), pp.146–154.
- Cooper W.E.J. & Pérez-Mellado V., 2001a. Omnivorous lacertid lizards (*Gallotia*) from El Hierro, Canary Islands, can identify prey and plant food using only chemical cues. *Canadian Journal of Zoology*, 79(5), pp.881–887.
- Day L., Crews D. & Wilczynski W., 1999. Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal behaviour*, 57(2), pp.393–407.
- Dial B.E., Weldon P., Curtis B. & Dial E. 1989. Identification of Snake Predators (*Phyllorhynchus decurtatus*) by Banded Geckos (*Coleonyx variegatus*). *Journal of Herpetology*, 23(3), pp.224–229.
- Dial, B.E. & Schwenk, K., 1996. Olfaction and Predator Detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), With Comments on the Functional Significance of Buccal Pulsing in Geckos. *The Journal of Experimental Zoology*, 424, pp.415–424.
- Dussault, M. & Krekorian, C., 1991. Conspecific discrimination by chemoreception in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*, 47(1), pp.82–88.
- Van Dyk, D. & Evans, C., 2007. Familiar–unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus*. *Animal Behaviour*, 74(1), pp.33–44.
- Estes R., Queiroz K. & Gauthier J., 1988. Phylogenetic Relationships within Squamata. , (3).
- Fleishman L.J. & Persons M., 2001. The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristarellus*. *The Journal of Experimental Biology*, 1575, pp.1559–1575.
- Gaalema, D.E., 2011. Visual discrimination and reversal learning in rough-necked monitor lizards (*Varanus rudicollis*). *Journal of comparative psychology*, 125(2), pp.246–9.
- Gamberale-Stille G. & Guilford T., 2004. Automimicry destabilizes aposematism: predator sample-and-reject behaviour may provide a solution. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271(1557), pp.2621–2625.
- Gans C., 1978. The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia*. *Transactions of the zoological society of London*, pp.347–416.
- Greenberg, N. (1976)*. Observations of social feeding in lizards. *Herpetologica*, 32, 348–352
- Greene M.J., Stark S.L. & Mason R.T., 2002. Predatory response of brown tree snakes to chemical stimuli from human skin. *Journal of chemical ecology*, 28(12), pp.2465–73.
- Gregory P.T., 2013. Once Bitten, Twice Shy: Does Previous Experience Influence Behavioural Decisions of Snakes in Encounters with Predators? S. Foster, ed. *Ethology*, (2005), p.n/a–n/a.
- Griffin A.S. & Galef B.G., 2005. Social learning about predators: does timing matter? *Animal Behaviour*, 69(3), pp.669–678.
- Hess H.E., 1959. Imprinting. *Science*, 130(3368), pp.133–141.

- Chiszar D., Krauss S., Shipley B., Trout T. & Smith H.M. 2009. Response of hatchling Komodo Dragons (*Varanus komodoensis*) at Denver Zoo to visual and chemical cues arising from prey. *Zoo biology*, 28(1), pp.29–34.
- Labra A., 2007. The peculiar case of an insectivorous iguanid lizard that detects chemical cues from prey. *Chemoecology*, 17(2), pp.103–108.
- Ladage L.D., Roth T., Cerjanic A.M., Sinervo B. & Pravosudov V.V., 2012. Spatial memory: are lizards really deficient? *Biology letters*, 8(6), pp.939–41.
- Leal M. & Powell B.J., 2012. Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology letters*, 8(1), pp.28–30.
- López P. & Salvador A., 1992. The role of chemosensory cues in discrimination of prey odors by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Journal of chemical ecology*, 18(1), pp.87–93.
- López P. & Salvador A., 1994. Tongue-flicking prior to prey attack by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Journal of Herpetology*, 28(4), pp.502–504.
- Losos J.B., Hillis D.M. & Greene H.W., 2012. Who speaks with a forked tongue? *Science (New York, N.Y.)*, 338(6113), pp.1428–9.
- Manrod J.D., Hartdegen R. & Burghardt G.M., 2008. Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizards (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal cognition*, 11(2), pp.267–73.
- Marcellini D.L. & Jenssen T.A., 1991. Avoidance Learning by the Curly-Tailed Lizard, *Leiocephalus schreibersi* : Implications for Anti-Predator Behavioral. *Journal of Herpetology*, 25(2), pp.238–241.
- Mason R.T. & Parker M.R., 2010. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, 196(10), pp.729–49.
- McBrayer L. & Reilly S., 2002. Prey processing in lizards: behavioral variation in sit-and-wait and widely foraging taxa. *Canadian Journal of Zoology*, 892, pp.882–892.
- Mcgovern G.M., Mitchell J.C., Knisley C. 1984. Field Experiments on Prey Selection by the Whiptail Lizard , *Cnemidophorus inornatus* , in Arizona. *Journal of Herpetology*, 18(3), pp.347–349.
- Mueller-Paul J., Wilkinson A., Hall G., Huber L. 2012. Response-stereotypy in the jewelled lizard (*Timon lepidus*) in a radial-arm maze. *Herpetology Notes*, 5(June), pp.243–246.
- Noble, D.W.A., Carazo P. & Whiting M.J., 2012. Learning outdoors: male lizards show flexible spatial learning under semi-natural conditions. *Biology letters*, 8(6), pp.946–8.
- Paulissen M.A. , 2008. Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Animal Behaviour*, 76(1), pp.135–141.
- Perez i de Lanuza G., Font E. & Carazo P., 2012. Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology*, 24(1), pp.273–279.
- Pérez-Mellado V. & Cooper W.E., 2002. Responses by a generalist predator, the Balearic lizard *Podarcis lilfordi* , to chemical cues from taxonomically diverse prey. *Acta ethologica*, 4(2), pp.119–124.
- Pianka E.R., 1966. Convexity , Desert Lizards , and Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 47(6), pp.1055–1059.

- Price-Rees S.J., Webb J.K. & Shine R., 2011. School for Skinks: Can Conditioned Taste Aversion Enable Bluetongue Lizards (*Tiliqua scincoides*) to Avoid Toxic Cane Toads (*Rhinella marina*) as Prey? *Ethology*, 117(9), pp.749–757.
- Rankin C.H., Abrams T., Barry R.J., Bhatnagar S., Clayton D., Colombo J., Coppola G., Geyer M.A., Glanzman D.L., Marsland S., McSweeney F., Wilson D.A., Wu C. & Thompson R.F., 2010. Habituation Revisited: An Updated and Revised Description of the Behavioral Characteristics of Habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), pp.135–138.
- Reznick D., Sexton O. & Mantis C., 1981. Initial prey preferences in the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, 1981(3), pp.681–686.
- Robbins T.R., Freidenfelds N. a. & Langkilde T., 2012. Native predator eats invasive toxic prey: evidence for increased incidence of consumption rather than aversion-learning. *Biological Invasions*, 15(2), pp.407–415.
- Roth L.S.V. & Kelber A., 2004. Nocturnal colour vision in geckos. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271 Suppl (December), pp.S485–7.
- Saidapur S., Ammann V. & Shanbhag B., 2010. Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: taste and colour discrimination. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), pp.475–481.
- Saidapur S.K., Ammann V.H.F. & Shanbhag B. a., 2013. Absence of kin discrimination in the hatchlings of a lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Animal Biology*, 63(1), pp.47–58.
- Saviola A., McKenzie V. & Chiszar D., 2012. Chemosensory responses to chemical and visual stimuli in five species of colubrid snakes. *Acta Herpetologica*, 7(1), pp.91–103.
- Saviola A.J., Chiszar D., Smith H.M. & Mackessy S.P., et al., 2013. Chemosensory response in stunted prairie rattlesnakes *Crotalus viridis viridis*. *Current zoology*, 59(2), pp.175–179.
- Saviola A.J., Chiszar D. & Mackessy S.P., 2012. Ontogenetic shift in response to prey-derived chemical cues in prairie rattlesnakes *Crotalus viridis viridis*. *Current zoology*, 58(4), pp.549–555.
- Semhan R., Halloy M. & Montero R., 2010. Chemical Prey Discrimination of Termites in *Amphisbaena heterozonata* (Reptilia: Squamata): A Learned Trait? *Journal of Herpetology*, 44(3), pp.489–492.
- Shafir S. & Roughgarden J., 1998. Testing predictions of foraging theory for a sit-and-wait forager, *Anolis gingivinus*. *Behavioral Ecology*, 9(1), pp.74–84.
- Schwenk K., 1993a. Are geckos olfactory specialists? *Journal of Zoology*, pp.289–302.
- Schwenk K., 1985. Occurrence , Distribution and Functional Significance of Taste Buds in Lizards. *Copeia*, 1985(1), pp.91–101.
- Schwenk K., 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in ecology & evolution*.
- Schwenk K., 1993b. The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, pp.124–137.
- Schwenk K. & Throckmorton G., 1989. Functional and evolutionary morphology of lingual feeding in squamate reptiles: phylogenetics and kinematics. *Journal of Zoology*, pp.153–175.
- Stanger-Hall K., Zelmer D. & Bergren C., 2001. Taste discrimination in a lizard (*Anolis carolinensis*, Polychrotidae). *Copeia*, 2001(2), pp.490–498.

- Suboski M.D., 1992. Releaser-induced recognition learning by amphibians and reptiles. *Animal Learning & Behavior*, 20(1), pp.63–82.
- Teather K., 1991. The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snakes (*Thamnophis sirtalis similis*). *Behaviour*, 117(3), pp.255–261.
- Terrick T., Mumme, R. & Burghardt G., 1995. Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, pp.857–866.
- Thompson R.F. & Spencer W.A., 1966. Habituation. *Psychological Review*, 73(1), pp.16–43.
- Townsend T.M., Leavitt D.H. & Reeder T.W., 2011. Intercontinental dispersal by a microendemic burrowing reptile (*Dibamidae*).
- Wilkinson A., Kuenstner K., Mueller J. & Huber L., 2010. Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology letters*, 6(5), pp.614–6.
- Wüster W., Allum C.S.E., Bjargardóttir B., Bailey K.L., Dawson K.J., Guenioui J., Lewis J., McGurk J., Moore A.G., Niskanen M. & Pollard C.P., 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271(1556), pp.2495–9.
- Zuri I. & Bull C., 2000. The use of visual cues for spatial orientation in the sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). *Canadian Journal of Zoology*. Available